

TARTU ÜLIKOOL

LOODUS- JA TEHNOLOOGIATEADUSKOND

ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT

ZOOLOOGIA OSAKOND

TERIOLOOGIA ÕPPETOOL

Kadi Viinapuu

**HUNDI (*CANIS LUPUS*) JA KOERA (*CANIS FAMILIARIS*)
HÜBRIDISEERUMINE NING SELLE MÕJU EUROOPA
HUNDIPOPULATSIOONIDELE**

Bakalaureusetöö

Juhendajad: Liivi Plumer

Urmas Saarma

Tartu 2015

Sisukord

Sissejuhatus	4
Hundi bioloogia ja levik Euroopas	7
Bioloogia	7
Levik Euroopas.....	8
Koer (<i>Canis familiaris</i>).....	10
Hübridiseerumine	12
Hundi ja koera hübriidi tunnused	15
Hübridiseerumise mõju hundipopulatsioonidele	17
Arutelu	23
Kokkuvõte	26
Summary.....	27
Tänuavaldused	28
Kasutatud allikad	29

Sissejuhatus

Hunt (*Canis lupus*) on tippkiskja, kel on oluline roll ökosüsteemis: ta reguleerib oma saakloomade populatsioonitihedusi, avaldab mõju väiksemate kiskjate arvukusele ning on oluliseks patogeenide levitajaks (Randi, 2011). Ajalooliselt laius huntide areaal üle kogu Euroopa, kuid ulatusliku inimesepoolse hävitamise tulemusena on tänaseks Euroopa hundipopulatsioonid fragmenteerunud ja arvukuselt märgatavalt kahanenud (Hindrikson *et al.*, 2012; Randi, 2011). Inimasustuse laienemise tõttu puutuvad säilinud populatsioonid aina sagedamini kokku inimeste ning koertega (Hindrikson *et al.*, 2012), mistõttu on avanenud rohkem võimalusi huntide ja koerte hübriidiseerumiseks.

Hübriidiseerumine esineb juhul, kui geneetiliselt erinevatesse taksonitesse kuuluvad isendid annavad järglasi (Rhymer *et al.*, 1996). Hübriidiseerumine on sagedasem nähtus taimede seas (Mallet, 2007) ning botaanikud peavad seda pigem positiivseks, taimede evolutsiooni edasiviivaks jõuks. Zooloogide hoiak on aga ettevaatlikum, kuna hübriidiseerumine kujutab ohtu eraldiseisvate genofondide säilimisele. (Rhymer & Simberloff, 1996)

Läbi loodusliku hübriidiseerumise rikastub geneetiline mitmekesisus ning see võib aidata kaasa liigitekkele (Lorenzini *et al.*, 2013), kuid juhtudel, kus metsikud isendid ristuvad kodustatud isenditega, võib hübriidiseerumine kujutada olulist ohtu geneetilise ning bioloogilise mitmekesisuse säilitamisele. Võõraste geenide sattumine populatsiooni võib põhjustada hübriidiseerunud isendite kohasuse langemist, suurenenud vastuvõtlikkust haigustele, populatsiooni geneetilise terviklikkuse kadumist ning üleüldist nõrgenemist (Leonard *et al.*, 2014).

Kui hübriidiseerumisele järgneb introgressioon ehk hübriidsete isendite tagasiristumine kas ühe või mõlema vanempopulatsiooniga, võib metsikutesse populatsioonidesse lisanduda alakohaseid geene. Enamikke imetajaliike on looduslik valik kujundanud väga pikka aega, mil nad on kohanenud eluks kindlates keskkonnatingimustes. Kui aga populatsiooni lisandub kiirelt suur hulk geene teiselt liigilt, mis on kohanenud teistsugustele elutingimustele, võib see tingida languse populatsiooni kohasuses. Kuigi looduses esineb ka negatiivne selektsioon, võivad siiski need võõrad geenid hakata tihedalt esinema metsiku populatsiooni isendites ning läbi juhusliku geneetilise triivi isegi püsima jääda. Need geenid aga võivad vähendada populatsiooni võimalusi ellujäämiseks pikas perspektiivis, mistõttu

kujutab sage hübriidiseerumine ja tagasiristumine ohtu terve liigi geneetilise terviklikkuse säilimisele (Leonard *et al.*, 2014). Hübriidiseerumine koos introgressiooniga on suureks ohuks eriti väiksematele populatsioonidele, kuna võib põhjustada nende hävimist (Hindrikson *et al.*, 2012). Halvimal juhul on hübriidiseerumise tõttu võimalik ka tervete liikide geneetiline väljasuremine (Rhymer & Simberloff, 1996). Väiksemad asurkonnad on eriti tõsiselt ohustatud just seetõttu, et nendes põhjustab hübriidiseerumine väga tugevalt sobivate paariliste arvu vähenemist. Sel moel väheneb populatsiooni sigimispotentsiaal, mis omakorda võib vähendada populatsiooni arvukuse sellise tasemeni, kus populatsiooni pikaegne ellujäämine muutub vähetõenäoliseks. (Leonard *et al.*, 2014)

Perekonda *Canis* kuuluvad liigid on kõik lähedalt suguluses, neil kõigil on 78 kromosoomi, täielikku ristumisbarjääri nende vahel tekkinud ei ole ning nad on võimelised omavahel andma sigimisvõimelisi järglasi (Hindrikson *et al.*, 2012; Vilà & Wayne, 1999). Suurtest koerlastest on hunt (*Canis lupus*) ja koer (*C. familiaris*) evolutsioonilises mõttes väga lähedases suguluses. Koerad on huntidega korduvalt ristunud nii looduses kui ka inimese käe läbi (Vilà & Wayne, 1999). Siiski on nüüdseks hunt ja koer kaks eraldiseisvat liiki, kel on erinevad geneetilised ja fenotüübilised omadused.

Täna on huntide ja koerte hübriidiseerumine saanud olulise tähelepanu osaks ning seda eriti Euroopas. Kuna osad koeratõud on huntidega välimuselt üsna sarnased, on hübriidiseerunud loomi kindlaks teha võrdlemisi keerukas (Godinho *et al.*, 2014), kuid hübriidiseerunud isendeid on küttime ja juhusliku vaatlemise käigus täheldatud mitmetes hundi areaali paikades. Geneetiliselt on hübriide kindlaks tehtud mitmelt poolt Euroopast: Itaaliast, Bulgaariast, Rootsist, Lätist ning Eestist (Hindrikson *et al.*, 2012; Lorenzini *et al.*, 2013). Põhjuseid, mis hübriidiseerumisele viivad, on mitmeid, kuid kõige tähtsam neist on see, et huntidel ja koertel peab olema võimalus kokku puutuda – selleta ei ole hübriidiseerumine võimalik. Piirkondades, kus see on võimalik, on tihtipeale madal huntide asustustihedus liiga suure jahisurve tõttu, huntide sotsiaalne struktuur võib olla häiritud ning ka vabalt liikuvate koerte suur arvukus võib hübriidiseerumist soosida. (Lorenzini *et al.*, 2013)

Hundid ei ole ainsad koerlased, kes on võimelised kodukoertega hübriidiseeruma. Tänapäevaks on koeraga hübriidiseerumise tõttu eriti ohustatud huntidest palju väiksema arvukusega koerlased nagu punahunt (*C. rufus*), mägikoer (*C. simensis*) ning dingo (*C. lupus dingo*) (Hindrikson *et al.*, 2012). Mägikoera peetakse kõige ohustatumaks koerlaseks, kuna

sellest liigist on säilinud vaid üksikud killustunud populatsioonid, mille arvukus on väike ning hübriidiseerunud isendite arv kaalukas (Leonard *et al.*, 1994). Samamoodi on väga ohustatud dingo, kelle geneetiliselt puhtaid populatsioone on tänaseks sageda ristumise tõttu väga vähe säilinud ning praeguse hübriidiseerumise taseme jätkumisel ennustatakse 21. sajandi lõpuks geneetiliselt puhaste populatsioonide täielikku hävimist (Elledge *et al.*, 2006).

Võttes arvesse seda, kuidas koertega ristumine on mõjutanud teisi metsikuid koerlasi, on oluline analüüsida hübriidiseerumise mõju ja selle ulatust ka hundipopulatsioonides. Käesoleva töö eesmärgiks on kirjanduse põhjal tuua välja hübriidiseerumist põhjustavad tegurid ning analüüsida, kuidas ning millised hübriidiseerumise mõjud avalduvad erinevates Euroopa hundiasurkondades.

Hundi bioloogia ja levik Euroopas

Bioloogia

Hunt kuulub sugukonda *Canidae* ning on selle suurim esindaja, kaaludes enamasti 32-50 kg, emased seejuures isastest vähem (Heptner & Naumov, 1998). Hundi turjakõrgus ulatub 80-85 cm-ni (Heptner & Naumov, 1998). Rinnak on kitsas ja kiilukujuline. Hundil on pikad jäsemed, esijalgadel on viis varvast ning tagajalgadel neli. Tugevad jalalihased ja pikad jäsemed võimaldavad neil ette võtta pikki rännakuid ning joosta kiirusega kuni 70 km/h (Mech, 1974). Hundil on suur ja piklik, ettepoole ahenev kolju. Jõulised lõuad ja võimsad lõualihased võimaldavad saakloomast tugevalt haarata (Heptner & Naumov, 1998). Kehakatte värvus võib huntidel varieeruda valgest mustani, olles tavaliselt hallisegune. Tihe aluskarv ja pikk pealiskarv võimaldavad hundil elada ka paikades, kus temperatuur langeb madalatesse miinuskraadidesse (Mech, 1974).

Sigimisperiood võib huntidel kesta jaanuarist aprillini. Tiinus kestab keskmiselt 63 päeva ning pesakonda sünnib tavaliselt aprillis kuus pimedat ja abitut kutsikat. Emane jääb kutsikate kõrvale vähemalt kaheks kuuks, sel ajal varustavad emast ja tema poegi toiduga isane ja teised karjaliikmed (Mech, 1974). Poegade suremus on kõrgeim esimese kuue elukuu jooksul (Kaartinen *et al.*, 2010). Umbes üheaastaselt on pojad sirgunud täiskasvanu mõõtmetesse ning suguküpseks saavad nad keskmiselt 2- kuni 3-aastaselt (Mech, 2010).

Hunt on sotsiaalne loom ning liigub peamiselt karjadena. Karjaline eluviis võimaldab efektiivselt kasutada mitmesuguseid ressursse noorloomade toitmiseks ning aitab seeläbi suurendada nende ellujäämise võimalusi (Hindrikson *et al.*, 2013). Karjas on tavaliselt 5 kuni 8 liiget, kuhu kuuluvad dominantne paar, nende pojad ning lähisugulased (Mech, 2010; Hindrikson *et al.*, 2013). Täiskasvanuks saanuna pojad enamasti eralduvad karjast ning elavad mõnda aega üksikuna, kuni leiavad kaaslase ja saavad oma pesakonna (Hindrikson *et al.*, 2013). Karjas säilib kord kehtestatud hierarhia alusel: karja juhhib alfa-isane, temale järgneb alfa-emane ja seejärel teised karjaliikmed (Mech, 1974). Tugeva jahisurve tingimustes võib karja loomulik sotsiaalne struktuur laguneda ning karjadesse võivad koonduda üksikud, sugulussidemeteta isendid (Hindrikson *et al.*, 2013).

Huntide peamise toidulaua moodustavad suured herbivoorid (Mech, 1974). Euroopas on nendeks enamjaolt metsikud sõralised – hirved, metskitsed, metssead, põdrad. Väiksema osa saagist moodustavad jänessed, pisemad närilised, koprad ja kährikkoerad (Kübarsepp &

Valdmann, 2003). Huntide saakloomaks osutuvad tavaliselt noored, vanad või vigased isendid (Mech, 1974). Hundid eelistavad jahtida loomi, kelle kehakaal jääb alla 100 kilogrammi. Karjas tegutsemine võimaldab suurema saaklooma nagu põdra jahtimist. Huntide kütamise tõttu jäävad karjad väiksemaks ning mõned hundid võivad seetõttu üksikuteks jääda. Sellised isendid toituvad peamiselt väiksematest närilistest, kährikutest, jänestest ning raipest. On leitud, et Eesti hundid eelistavad saakloomana metssiga, tõenäoliselt seepärast, et metssead moodustavad kergelt märgatavaid karju, kus on palju väikseid kaitsetuid noorloomi. Samuti on metssealiha rasvarikas, kõrge energeetilise väärtusega ning seega on huntide jaoks tasuvam jahtida metssigu kui hirvlasi, seda eriti madalate temperatuuridega aladel, kus saagi toiteväärtus on oluline tegur. Põdrad langevad huntide saagiks harvem, kuna nad suudavad end väiksemate hundikarjade rünnakute eest kaitsta. (Valdmann *et al.*, 1998)

Levik Euroopas

Hundid on väga liikuvad ning neil on suured kodupiirkonnad. Noored isendid on võimelised rändama üle sadade kilomeetrite, erisuguse maastiku, lisaks suudavad nad ületada ka looduslikke ja inimtekkelisi takistusi (Randi, 2011). Lisaks suurele levimisvõimele taluvad hundid hästi ka väga erinevaid keskkonnatingimusi, mistõttu pole imestusväärne, et hunt on kõige laialt levinum suurkiskja Euroopas. Ajalooliselt levisid hundid üle terve mandri, asustades mitmeid erinevaid biotoope (Randi, 2011). Sajandeid kestnud ulatuslik küttimine ja elupaikade hävitamine fragmenteeris ja kahandas hundipopulatsioone märkimisväärselt (Randi, 2011; Nicholls, 2014). Lääne-Euroopas hävitati 18.-19. sajandi jooksul valdav osa huntidest ning üksikud fragmenteeritud populatsioonid säilisid vaid Pürenee poolsaarel ja Itaalias. Skandinaaviamaades olid hundid 1960ndateks aastateks täielikult hävinenud (Randi, 2011).

Viimaste aastakümnete jooksul on paljud Euroopa hundiasurkonnad taastunud ning aeglaselt taasasustanud oma varasemaid territooriume (Hindrikson *et al.*, 2013). Taastumist on soosinud suurkiskjate kaitset tagavate seaduste loomine ja sõraliste arvukuse kasvamine. Praegu on Euroopas suurtest kiskjatest hundid arvukuselt teisel kohal, hinnanguliselt on kogu Euroopas üle 12 000 isendi (Chapron *et al.*, 2014). Püsivalt on hunte 28 Euroopa riigis ning nad jagunevad kümneks populatsiooniks: Skandinaavia, Karjala, Balti, Kesk-Euroopa, Karpaatide, Dinaari-Balkani, Itaalia, Alpide, Loode-Pürenee ning Sierra Morena. Viimaste

aastate jooksul on enamik populatsioone jõudsalt taastunud, erandiks on Sierra Morena populatsioon Hispaanias, mis on väljasuremise äärel ning Karjala populatsioon, mis on märgatavalt kahanenud (Chapron *et al.*, 2014). Taastumine on olnud erakordne Itaalias, kus 40 aastaga on hundid taasasustanud suurema osa oma ajaloolisest areaalist. Skandinaavia populatsiooni taasasustasid Soomest sisse rännanud isendid. (Randi, 2011)

Eesti hundiasurkond on osa Balti hundipopulatsioonist, mis laiub üle kõigi kolme Baltimaa ning on ühenduses Lääne-Venemaa, Ida-Poola, Põhja-Ukraina ning Valgevene hundipopulatsioonidega. Eesti hundid on viimase sajandi jooksul olnud tugeva jahisurve all: 1990ndatel kütiti aastas 100-300 isendit. Sellest tulenevalt on populatsiooni suurus ja ulatus aastate lõikes tugevalt kõikunud. Eesti asurkonda tabas madalseis 1960ndatel aastatel, mil kohaliku populatsiooni arvukuseks hinnati 9 isendit. 1970ndate teisel poolel hakkas populatsioon taastuma ning 1990ndateks oli kasvanud 700 isendini (Hindrikson *et al.*, 2013). 2002-2003 loendati Eestis vaid 9 pesakonda, kuid kütimispiirangu sätestamisega tõusis pesakondade arv 11-ni. Arvukuse tipphetkeks oli 2008. a, mil Eestis oli 32 hundipesakonda. 2010. a seisuga oli Eestis suurkiskjate ohjamis- ja kaitsekorralduskava kohaselt 24 hundipesakonda hinnangulise koguarvuga 230. (Keskkonnaagentuur, 2012)

Koer (*Canis familiaris*)

Koer *Canis familiaris* tekkis läbi hundi kodustamise inimese poolt. Pärinemist hundist tõestavad nii koera geneetika, morfoloogia kui ka käitumise uuringud (Leonard, 2002). Huntide kodustamise täpne algusaeg pole küll teada, kuid vanimad subfossiilsete koeraluude leiud on ligikaudu 32 000 aastat vanad ning pärit Belgiast (Germonpre *et al.*, 2015). Arvatakse, et intensiivsem huntide kodustamine sai hoo sisse kusagil 15 000 aastat tagasi (Savolainen *et al.*, 2002; Wayne & von Holdt, 2012). Vanu leide on ka mitmelt poolt mujalt Euroopast ning Venemaalt (Germonpre *et al.*, 2015). Kuna varajaste koerte luude jäänuseid on säilinud vähe, on tõenäoline, et kodustamine algas varem, kui arheoloogilised andmed viitavad (Vilà & Leonard, 2007).

Intensiivsem kodustamine sai alguse perioodil, mil inimene oli peamiselt rändava eluviisiga kütt ning tingimused soosisid huntide ja inimese kokku puutumist. 10 000 aastat tagasi agraarühiskonna tekkega osutus valik selliste koerte kasuks, kes olid väiksemad ja käitumiselt inimesega elamiseks sobilikumad (Wayne & von Holdt, 2012). Kodustamine toimus tõenäoliselt mitme erineva hundipopulatsiooniga erinevates kohtades ning võimalik, et ka erinevatel ajaperioodidel. Aja jooksul on aset leidnud ka sihipärane ristamine inimese poolt ning juhuslikud tagasiristumised metsikute hundipopulatsioonidega, mis koera geneetilist materjali rikastasid ning andsid osaliselt aluse koerte suurele fenotüübilisele mitmekesisusele (Vilà *et al.*, 1997; Wayne & von Holdt, 2012).

Koera morfoloogilised tunnused hakkasid hundi omadest eristuma peale kodustamise algust, mil isendid olid mõnda aega inimesega koos elanud (Vilà & Leonard, 2007). Varaseimate koerte säilmetest on näha, et kodustamisega kaasnesid mitmed muutused hundi välimuses. Jäänustel on huntidega võrreldes väiksema suurusega kolju, alalõug ning hambad. Koon on hundi koonuga võrreldes laienenud, kehasuurus üldiselt vähenenud, karvkatte värvus ning muster muutunud. Samuti esineb neil huntidega võrreldes teistsugune kõrva- ja sabahoiak. (Spady & Ostrander, 2008)

Koer on morfoloogiliselt mitmekesine liik. Tänapäeval eksisteerib enam kui 350 erinevat inimese aretatud koeratõugu (Spady & Ostrander, 2008). Koeratõud erinevad teineteisest nii kehakaalu, -kuju, kui ka käitumise poolest. Erinevate koeratõugude kehakaal varieerub tugevasti: 1 kg kaaluvast chihuahuast 100 kg kaaluva mastiffini. Samuti varieerub skeleti ja kolju kuju koertel rohkem kui kõigi metsikute koerlaste seas (Wayne & von Holdt,

2012). Erinevatele tõugudele omased käitumismallid, morfoloogilised tunnused ning ka võime õppida ja ülesandeid sooritada on pikaajase aretamise tulemus (Vilà *et al.*, 1997).

Sõltuvalt tõust erinevad paljud koerad hundist märkimisväärselt, kuid leidub ka hundile sarnaseid koeratõugusid. On üksikud kindlad tunnused, mida esineb koertel, kuid huntidel mitte: huntidel ei ole kunagi lontis kõrvad ega rõngas saba. Need tunnused võivad koertel esineda, kuid mitte alati (Miklósi, 2007).

Sarnaselt huntidele on hulkuvate koerte seas täheldatud karjas liikumist, kuid karjaviisiline jahipidamine on harv ning erinevalt huntidest kasvatavad poegi hulkuvatest koertest vaid emased (Marshall-Pescini *et al.*, 2015). Kuigi koer on eristunud hundist nii käitumise, kui ka morfoloogia poolest, on nad endiselt huntidega paaritudes võimelised andma sigimisvõimelisi järglasi nii vangistuses kui ka looduses (Randi, 2011).

Hübriidiseerumine

Hübriidiseerumine ehk erinevatesse taksonitesse kuuluvate isendite ristumine (Rhymer & Simberloff, 1996) on looduses lähedalt suguluses olevate taksonite vahel tavaline nähtus nii taimede kui loomade seas (Nolte & Tautz, 2009). Üldjuhul on populatsioonides hübriidid haruldased, kuid ka üksikud hübriidid võimaldavad alleelidel teise liigi geenifondi sattuda, mistõttu võivad ka harvad hübriidiseerumise juhud põhjustada isendite seas olulisi evolutsioonilisi tagajärgi. Hübriidiseerumine on sagedasem soontaimede kui loomade seas – taimede puhul esineb hübriidiseerumist 25% liikide hulgas ning Euroopa imetajatest hübriidiseeruvad vaid umbes 6% (Mallet, 2005).

Botaanikute silmis on hübriidisatsioon olnud eelkõige mitmekesisust loov nähtus, sealjuures zooloogid on seda näinud traditsiooniliselt mitmekesisust limiteeriva protsessina ning näevad seda reprodutiivse isolatsiooni tugevdajana. Allopolüploidse laia levimise järgi taimedes, võivad paljud taimeliigid olla otseselt hübriidse päritoluga või pärineda lähiminevikust pärit hübriidsest liigist. Võime mittesuguliselt paljuneda võib seletada, miks allopolüploidised hübriidid on taimedes levinumad kui loomades. (Seehausen *et al.*, 2004)

Hübriidiseerumist ning tagasiristumist peetakse üldiselt negatiivseks, kuid nad võivad olla ka geneetiliste variatsioonide allikaks, mis võivad mõningatel juhtudel olla kasulikud, kuna edendavad kiiret mitmekesisustumist ning võivad olla aluseks ka liigitekkele. Kui populatsioonid on suured, võivad hübriidiseerumine ja järgnev tagasiristumine lisada geneetilist materjali, mille alusel looduslik valik toimub. (Leonard *et al.*, 2014)

Perekonna *Canis* esindajatest on hunt ja koer kõige lähedasemalt suguluses (Milenković *et al.*, 2006). Tavaliselt hõivavad hulkuvad koerad ja hundid erinevaid ökoloogilisi nišše, kuid nende suhted võivad varieeruda kiskja-saaklooma suhetest kooseksiseerimiseni, mis lõpptulemusena võib viia hübriidiseerumiseni (Andersone *et al.*, 2002). Välivaatluste ja geneetiliste uuringute põhjal arvatakse, et huntide ja koerte ristumine on sagedasem Ida-Euroopas kui Lääne-Euroopas (Milenković *et al.*, 2006), mis tuleneb tõenäoliselt asjaolust, et Ida-Euroopa populatsioonid on viimastel aastakümnetel kahanenud (Randi *et al.*, 2000).

Hübriidiseerumine ja introgressioon on küll seotud mõisted, kuid siiski eritähenduslikud. Kui kaks erinevat liiki hübriidiseeruvad ning annavad elujõulisi ning

sigimisvõimelisi järglasi, ei vii see alati introgressioonile. Introgressioon ehk tagasiristumine tähendab geneetilise materjali ülekannet hübriidilt tagasi vanempopulatsiooni. Introgressioon algab hübriidiseerumisega, kuid kui need hübriidsed järglased vanempopulatsiooniga uuesti ei ristunud, siis ei toimu populatsioonidevahelist geenivoolu. (Leonard *et al.*, 2014)

Üldiselt peetakse hübriidiseerumist harvaks ning selle mõju populatsiooni tasandil tühiseks, kuid introgressiooni toimudes tekib suurem võimalus negatiivse mõjuga geenide sattumiseks vanempopulatsiooni ning kõige halvemal juhul võib see viia liigi väljasuremisele (Hindrikson *et al.*, 2012). Selleks, et hübriidiseerumisel oleks hundipopulatsioonile oluline mõju, peab hübriidiseerumine läbima kaks etappi: hundi ja koera ristumine, F1 generatsiooni sündimine ning nende hübriidide tagasiristumine vanempopulatsiooni isenditega (Lescureux & Linnell, 2014). Kui tagasiristunud hübriidid on viljakad, on mõningane liikidevaheline geenivool võimalik ja tõenäoline. Introgressiooni esinemise sagedust on raske hinnata, kuna enamikke tagasiristunud hübriide on võimatu morfoloogiliste tunnuste järgi vanemliigist eristada. Seetõttu on tagasiristumise aste looduses tõenäoliselt alahinnatud ning esineb sagedamini kui võiks arvata. (Mallet, 2005)

Huntide ja koerte hübriidiseerumiseks on mitmed eeldused. Huntide ja koerte lahknemine ja kujunemine eraldiseisvateks liikideks toimus evolutsioonilises plaanis üsna hiljuti: neil on identsed kariotüübid ning nende vahel ei ole tekkinud ristumisbarjääri (Vilà *et al.*, 2003), mis tähendab, et nad on võimelised hübriidiseerudes andma sigimisvõimelisi järglasi. Lisaks on koerad laialt levinud kogu hundi areaalis, mis on eelduseks nende sagedaseks kokku puutumiseks. (Hindrikson *et al.*, 2012)

Andmed hübriidiseerumisest looduses tulenevad hübriidse päritolu kahtlusega isendite nägemisest looduslikes populatsioonides või loodusest püütud hübriidide morfoloogilistest ja geneetilistest analüüsist. Hübriidide morfoloogiline määramine on keerukas, kuna neil ei ole kindlaid fenotüübilisi tunnuseid, mida huntidel ei esineks. Hübriidiseerumise ja introgressiooni uurimiseks võimaldab rohkem katseid molekulaarne geneetika. Üldiselt on sellised uurimused kinnitanud, et hübriidiseerumist esineb laialdasemalt, kui morfoloogia alusel on määratletud. Juhtumite puhul, kus hübriidiseerumist kahtlustatakse morfoloogiliste ja käitumuslike tunnuste põhjal, kinnitavad seda ka geneetilised uuringud. (Mallet, 2005)

Huntide ja koerte vaheline hübriidiseerumine on üldjuhul asümmeetriline, mis tähendab seda, et hübriidiseerumine on tavaliselt ühesuunaline ning toimub eelkõige, kuigi

mitte alati, isaste koerte ja emaste huntide vahel. Enamikel uuritud hübriididel ei ole leitud koera mtDNAd, mis pärandub emaliini pidi. Nii kannavad hübriidid enamasti hundi mtDNAd, mistõttu ei ole hübriidiseerumist võimalik kinnitada üksnes mtDNA analüüsi alusel. Sellisel puhul peab geneetiliste uuringute käigus analüüsima ka biparentaalseid (n. autosomaalsed mikrosatelliidid või SNPd) ja isaspoolelt päritud markerid (Y-kromosoomi mikrosatelliidid või SNPd). (Hindrikson *et al.*, 2012)

Asümmeetriline hübriidiseerumine ei ole siiski absoluutne ja üksikutel juhtudel on tuvastatud, et hübriidiseerumine on toimunud ka isase hundi ja emase koera vahel (Munoz-Fuentes *et al.*, 2010; Hindrikson *et al.*, 2012). Sellistel juhtudel võib eeldada, et piirkonnas on kas vähe või üldse mitte emaseid hunte või võtab hübriidiseerumisest osa vana või vigane isahunt. See on Allee efekti ekstreemne näide, kus isendil on kas raske või ka täiesti võimatu leida sobivat kaaslast (Leonard *et al.*, 2014). Esimene tõestus Euroopas isase hundi ja emase koera vahelisest hübriidiseerumise juhust tõendati Lätis 2008. aastal, mis tõenäoliselt leidis aset seetõttu, et piirkonnas oli palju hulkuvaid koeri (Hindrikson *et al.*, 2012). Seletamaks väheseid tõendeid emase koera ja isase hundi ristumisest võib oletada, et loomulik ristumine emase koera ja isase hundi vahel on väga haruldane või sellisest ristumisest sündivad hübriidid ei suuda populatsiooni sobituda, jäävad üksikuks paarilist leidmata ega päranda nii oma geene edasi või surevad kiiresti. (Hindrikson *et al.*, 2012)

Hübriidiseerumise asümmeetrial võib olla mitmeid põhjuseid. Huntide puhul võib hübriidiseerumise asümmeetriline muster tuleneda sellest, et huntide ja koerte sigimisperiood ei lange kokku. Enamikel metsikutel koerlastel esineb innaaeg korra aastas ning samal ajal tõuseb ka isasloomade testosteroonitase, testiste suurus ning sperma hulk. Samas on emastel koertel innaaeg kaks korda aastas ning isasloomad on seejuures valmis paarituma läbi aasta. Seega kui emasel hundil või koeral on sobiv aeg paaritumiseks, on isane koer samuti paaritumiseks valmis. Isased hundid aga on paaritumiseks valmis vaid lühikesel perioodil ning paljudel emastel koertel ei pruugi just sellel ajal innaaeg olla – see takistab nendevahelist ristumist (Leonard *et al.*, 2014). Et isased koerad on potentsiaalselt võimelised paarituma aastaringselt, siis kohtudes karjast eraldunud emastega nende innaajal on ristumine väga võimalik (Vilà & Wayne, 1999). Samuti on teada, et esineb juhte, kus isased hundid jahivad koeri, mistõttu võivad koerad nende ees hirmu tunda ega otsi huntidega kontakti. Samas on emased hundid isastest väiksemad ega ole nii agressiivsed, mistõttu on koera paaritumine emase hundiga tõenäolisem. Emase hundi hübriidsetel järglastel on ka suurem tõenäosus looduses ellu jääda kui hulkuvale koerale sündinud hübriidil, kuna

hulkuvate koerte hulgas on kutsikate suremus kõrgem. Välistada ei saa ka olukorda, kus hulkuvale koerale sündinud hübriid jääb inimestele märkamatuks, kuna nad võivad elada inimeste lähedal teiste hulkuvate koertega ning välimuselt võib neid olla raske tavapärastest segaverelistest koertest eristada. (Hindrikson *et al.*, 2012)

Peamiseks eelduseks huntide ja koerte hübriidide tekkeks on madal huntide arvukus ja nende sage kokkupuutumine koertega (Hindrikson *et al.*, 2012). Viimaste sajandite vältel kestnud tugeva jahisurve ning elupaikade hävitamise tõttu on peaaegu kõik Euroopa hundiasurkonnad ajaloolise seisuga võrreldes oluliselt kahanenud ning killustunud (Hindrikson *et al.*, 2012; Verardi *et al.*, 2006). Intensiivne küttimine vähendab hundipopulatsioonide tihedust ja hävitab hundikarjade struktuuri (Leonard *et al.*, 2014; Hindrikson *et al.*, 2012). Seejuures esineb koeri kogu huntide levila ulatuses ning seetõttu on huntide ja koerte hübriidiseerumiseks palju võimalusi (Godinho *et al.*, 2014). Hübriidiseerumist peetakse sagedasemaks aga inimasulate läheduses levila piirialadel, kus hunte on vähe ning hulkuvaid koeri palju, või juhtudel, kus karjast eralduvad hundid ei leia endale sobivaid kaaslasi (Leonard *et al.*, 2014; Vilà & Wayne, 1999). Viimane on eriti tõenäoline juhul kui huntide asustustihedus on hõre ja esineb vigaseid või vanu isendeid, kes ei leia paaritumiseks sobivat liigikaaslast (Hindrikson *et al.*, 2012).

Hundi ja koera hübriidi tunnused

Hübriidide kindlaks tegemine on väga keerukas, kuna huntkoertel võivad esineda nii tüüpilise koera kui ka hundi fenotüübid (Godinho *et al.*, 2014; Hindrikson *et al.*, 2012). Määramist raskendab ka asjaolu, et koeratõuge leidub väga paljude erinevate fenotüübiliste tunnustega. Hübriidile võivad osutada mõningad morfoloogilised erisused, kuid ühtki kindlat tunnust, mille alusel hübriidi kahtlusteta määratleda, ei ole ning sel põhjusel on kindlaim võtta hübriidide tõendamiseks kasutusele geneetilised analüüsid. Koer ja hunt on liikidena hästi eraldatud, nende geenijärjestuses esineb küll samasuguseid allele, kuid üldjuhul erineva sagedusega. Geneetilise määratlemise käigus võrreldakse hübriidikahtlusega looma genotüüpi eelnevalt kogutud koerte ja huntide geeniproovidega. Esimese generatsiooni hübriididel esineb nii koera kui hundi allele. Koera alleelid on sellised, mida esineb koertes, kuid puuduvad huntides, ning vastupidi. Introgressiooni korral on isendi geneetiline määratlemine veelgi raskem, kuna iga järgneva generatsiooni isendi

geneetilistest markeritest näitavad hundi- ja koerageenide segunemist ainult pooled, mistõttu on vajalik suure arvu lookuste analüüs. (Leonard *et al.*, 2014)

Hübriidide käitumisomadused võivad laialt varieeruda ning pärinevad mõlemalt vanempoolelt. Paljud käitumiskarakteristikud on geneetiliselt määratletud ning need on metsikute ja kodustatud isendite puhul erinevad. Kuna hübriidid on kombinatsioon kahest genofondist, on hübriidide käitumisomadused tõenäoliselt segu vanemliikidele omastest tunnustest. Tänapäevane molekulaargeneetika on leidnud seoseid geenide, ajufunktsioonide ja paljude sotsiaalsete käitumisomaduste vahel. Sõltuvalt sellest, kui palju on erinevate liikide geenid hübriidis segunenud, ja sellest, milliseid allelele ta on pärinud, võivad hübriidis avalduda paljud erinevad tunnused. Sellest tulenevalt võib hübriididel esineda palju erinevaid käitumuslikke iseärasusi. Üldiselt on nad ettearvamatud – hübriidide käitumist on raskem kontrollida ning ette ennustada kui koertel. Tavapäraselt ei ole nad eriti kartlikud ning võivad olla agressiivsed nii loomade kui inimeste vastu. Hübriididel on tugevam jahiinstinkt kui koertel ning sellest tulenevalt on nad ka altimad mets- ja kariloomi murdma. Koeri on tuhandete generatsioonide vältel aretatud taltsaks ja inimesesõbralikuks, kuid hundiga hübriidiseerumine võib muuta väljaarenenud geenikombinatsioone ka sel moel, et hübriide võib olla raske taltsutada. Hübriidid võivad pärida mõningaid koerte käitumuslikke tunnuseid, mis raskendavad hübriididel huntide seas oma koha leidmist, kuna need tunnused kutsuvad esile käitumist, mis erineb tavapärasest huntide käitumisest. Näiteks ei osale isased koerad kutsikate kasvatamisel ning paarituvad valimatult püsivaid paarisuhteid loomata. Selliste tunnustega isenditel ei ole võimalust huntide seas kõrgesse staatusesse tõusta. (Leonard *et al.*, 2014)

Hübriidiseerumine võib põhjustada ka vanemliikidest erinevaid füsioloogilisi omadusi. Sigimisperioodi ajastus on emastes geneetiliselt määratud, hübriidiseerumine võib seda muuta ning sellest tulenevalt võib hübriidisel isendil olla innaaeg nihkes. Kui selline hübriidne isend suudab ikkagi leida paarilise, võib tekkida olukord, kus pojad sünnivad hiljem ning ei kasva talveks piisavalt suureks, et see edukalt üle elada. (Leonard *et al.*, 2014)

Hübridiseerumise mõju hundipopulatsioonidele

Hübridiseerumisel koos introgressiooniga võivad olla pikaajalised evolutsioonilised tagajärjed, mida on raske ette ennustada. Võõrgeenide sattumine populatsiooni võib vähendada selle geneetilist mitmekesisust, rikkuda liikidevahelist tasakaalu ja kohastumusi ning viia populatsioonid või terved liigid geneetilise väljasuremiseni. (Randi, 2014)

Hübridiseerumine võib loodust mõjutada mitmel moel, neist enimteatud ning -rõhutatud on negatiivsed mõjud. Nende seas: sigimispotentsiaali kadumine, hübridiseerunud isendite kohasuse vähenemine, kohanemisele halvasti mõjuvate alleelide sattumine populatsioonidesse, geneetilise terviklikkuse kadumine ja suurem vastuvõtlikkus haigustele, aga ka õiguslikud tagajärjed, mis võivad mõjutada isendi või kogu populatsiooni kaitsestaatust. (Leonard *et al.*, 2014)

Hübridiseerumisel on potentsiaal lõhkuda kohastumusi nii liigi kui populatsiooni tasemel. Enamikel suurtel koerlastel on välja kujunenud tugev populatsioonistruktuur, millele hübridiseerumine ohtu kujutab. Väikestes populatsioonides võib hübridiseerumine põhjustada liigisiseste paaritumisvõimaluste vähenemist ja seetõttu ka sobivate paariliste arvu kahanemist. Seeläbi kaob populatsiooni sigimispotentsiaal ning selle kasvukiirus võib väheneda tasemeni, mis ei toeta asurkonna ellujäämist pikas perspektiivis. Sel moel on hübridiseerumine liigile või populatsioonile ohuks, isegi kui hübriidid surevad ega ristu tagasi vanempopulatsiooni. (Leonard *et al.*, 2014)

Hübridiseerumisele järgnev introgressioon võib populatsioonidesse tuua halva mõjuga geene. Iga populatsiooni ja liigi geenifond on kujunenud vastavalt kindlatele keskkonnatingimustele pikaajase valiku ja kohanemise tagajärjel. Kindlatele tingimustele kohanenud liigile võib teise liigi geenide kiire sissevool põhjustada kohasuse langemist ja seda eriti siis, kui keskkonnatingimused muutuvad ebasoodsamaks. On võimalik, et teatud geenikombinatsioonid muutuvad populatsioonis sagedaseks ning läbi juhusliku geenitriivi võivad nad populatsioonides isegi kinnistuda. Sellised geenid võivad vähendada populatsiooni elujõulisust karmimate olude saabudes. Juhul kui hübriidisatsioon ja introgressioon on sagedased, omab see olulist ohtu liigi geneetilisele terviklikkusele (Leonard *et al.*, 2014). Kodustamisega kaasnenud geenide sattumine hundipopulatsioonidesse võib häirida kohastumusi või suurendada geneetilist homogeniseerumist läbi introgressiivse hübridiseerumise (Godinho *et al.*, 2014).

Siiski ei ole hübriidiseerumise negatiivne mõju populatsioonile reegel. Kuna juhtpaar domineerib karjas paljunemise üle, lahkuvad teised emased oma sünnikarjast ning üritavad oma paarilisega luua uue karja. Kui need emased paarituvad koeraga, on poegade suremuse oht suur, kuna isased koerad ei abista emast järglaste üleskasvatamisel ega loo nendega tugevaid sidemeid. Isegi kui hübriidsed järglased suudavad ellu jääda, siis ei saa kindel olla, et nad suudaksid hundikarjaga integreeruda. Sellest tulenevalt ei ole senini täheldatud, et huntide ja koerte vaheline hübriidiseerumine oleks hundipopulatsioonide geneetilist ülesehitust oluliselt mõjutanud. Seejuures on emase koera ja isase hundi vastupidine ristumine haruldane, kuna huntide ja koerte sigimisperioodid ei lange kokku. (Vilà & Wayne, 1999)

Oluline ohutegur koerageenide sattumisel hundiasurkonda on huntide vastupanuvõime vähenemine erinevatele haigustekitajatele ning seetõttu koerte seas levinud erinevate haiguste edasikandumine huntidele. Koerte ja huntide geneetilise sarnasuse tõttu jagavad nad mitmeid samasuguseid parasiite ja haiguseid. Peamised patogeenid, mis huntidele ohtu kujutavad, on marutaud (RABV), koerte katku viirus (CDV) ja koerte parvoviirus (CPV) (Lescureux & Linnell, 2014). Suureks mureks on marutaudi levimine, kuna see mõjutab ka inimeste tervist. Huntidel areneb üldjuhul tõsine marutaudi vorm ning murettekitav on ka nende võime pikkade vahemaade taha rännata ning haigust sel moel edasi levitada. Koerte katku ja koerte parvoviiruse levimisel hundipopulatsioonis on täheldatud suurt suremust (Leonard *et al.*, 2014) ning ka hundikutsikate suremuse tõusu. Nende haiguste intensiivne levimine võib viia järsule populatsiooni kahanemisele. (Lescureux & Linnell, 2014)

Ka muutused hundi sotsiaalses ja õiguslikus staatuses võivad kujutada liigile ohtu. Paljud hundipopulatsioonid on kaitstud seaduste ja lepingutega, kuid hübriidiseerumise juhud neis populatsioonides võivad selle õigusliku kaitse ära võtta. Populatsioonid, mis vajavad kõige rohkem kaitset, on ka kõige tõenäolisemad hübriidiseeruma. Hübriidiseerumise täheldamine populatsioonis on üldjuhul populatsiooni tervise halvenemise indikaator. Tavapärane protokoll hübriidide leidmisel on nende mõju vähendamine hübriidsete isendite eemaldamise läbi populatsioonist (Leonard *et al.*, 2014). Hübriidide hävitamine on prioriteet mitmetes Euroopa riikides ning seda on rõhutatud ka Euroopa huntide kaitseprogrammis (Boitani, 2000). Hübriidide hävitamine võib samas omada negatiivset mõju. Hübriidsed isendid ei suuda tihtipeale metsikutes populatsioonides hakkama saada ega paljune. Sel juhul võib suurenenud jahisurve ja hübriidide eemaldamise katsed viia hundikarjade struktuuri lagunemisele ning sellest tulenevalt rohkematele hübriidiseerumise juhtumitele, mis

probleemi hoopis süvendab (Leonard *et al.*, 2014). Samuti on probleemne hübriidsete isendite tuvastamine välimuse abil: hübriidide valimatu küttime lubamine võib viia mittehübriidsete huntide arvukuse kahanemisele, kuna hübriidset päritolu saab enamasti kinnitada vaid pärast küttime. Seetõttu võttis Berni konventsiooni komitee 2014. aastal vastu otsuse, et hübriide võib hävitada vaid juhul, kui pädevad isikud on kindlaks teinud, et tegu on kahtlemata hübriididega. Hübridiseerumise vähendamiseks sätestati ka kohustus hulkuvate koerte arvukust vähendada ning piirata hübriidide pidamist lemmikloomadena. (Linnell, 2014)

Huntide ja koerte vaheline hübridiseerumine ei ole väga sage (Tabel 1; Joonis 1). Killustunud Euroopa populatsioonides, kus on hübriide kindlaks tehtud, on hübridiseerumise sagedus umbes 3-5%. Uuringud näitavad, et geneetiliselt on hunt ja koer eraldiseisvad liigid, millest võib järeldada, et geneetiline segunemine (introgressioon) võib olla harvem, kui on hübridiseerumise määr (Leonard *et al.*, 2014). Hübridiseerumise ja introgressiooni ulatuse hindamine reaalselt on piiratud, kuna juhtumite korrektseks hindamiseks on vajalik loomade proove koguda. See on aeganõudev ja kulukas protsess, mistõttu tehakse hübridiseerumise juhte kindlaks võrdlemisi vähe. (Godinho *et al.*, 2014)

Hundi ja koera hübriide on vaadeldud ning geneetiliselt kindlaks tehtud Pürenee ja Apenniini poolsaarel, Skandinaavias, Balti riikides ning mitmel pool Ida-Euroopas (Randi *et al.*, 2014), kus peamiseks hübridiseerumist soosivaks teguriks on inimtekkelised häiringud. Itaalias on hübridiseerumist esinenud mitmete generatsioonide vältel. Suur segunemise tase sai alguse tõenäoliselt Itaalia hundipopulatsioonide taastumise algetappides, mil sealsed isendid asustasid uusi alasid ning selle käigus tekkis rohkelt võimalusi koertega paaritumiseks, kuna hulkuvaid koeri oli rohkesti. Sellest tulenevalt selgub, et hübridiseerumist esineb rohkem laienevates populatsioonides kui stabiilsetes ning hübridiseerumise ja introgressiooni dünaamika on ajas muutuv. Hübridiseerumine on sagedasem uue ala asustamise algetappides, millele järgneb hübriidide osakaalu tõus ning introgressioon. Kuigi Itaalia populatsioonis esineb palju tagasiristunud isendeid, on huntide ning koerte geenifondid piirkonnas väga selgesti eristatavad. Probleemiks on kohaliku populatsiooni väike geneetiline mitmekesisus, mille on põhjustanud nende isoleeritus teistest hundipopulatsioonidest. Sellistes tingimustes on eelkõige vajalik piirata metsistunud koerte arvukust, et hübridiseerumise sagedust vähendada. (Randi *et al.*, 2014)

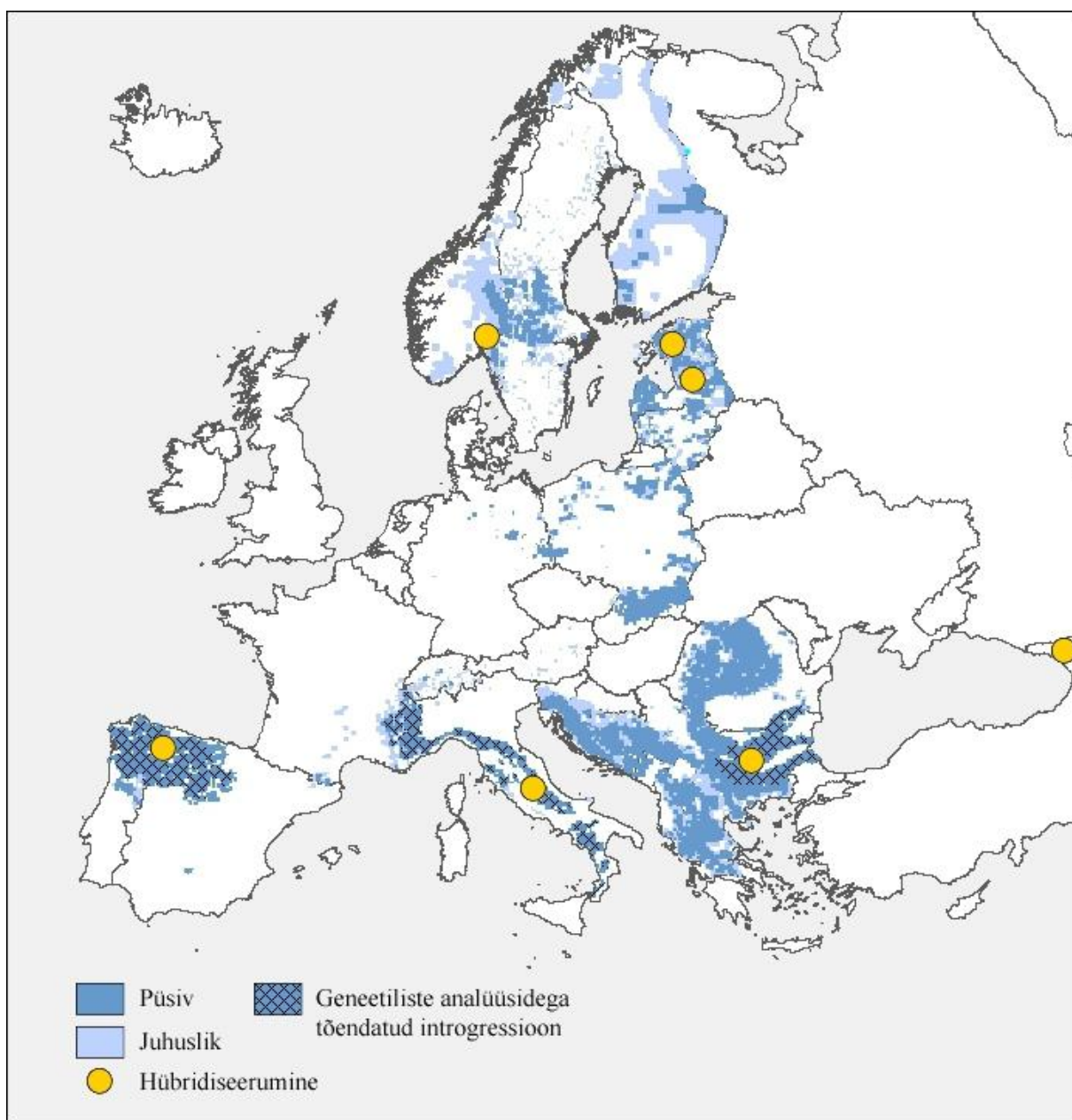
Serbias on huntide arvukust mõjutanud tugev jahisurve ning marutõve levimine populatsioonis – need on põhjustanud huntide sotsiaalse struktuuri lagunemist ning soosinud koerte ja huntide ristumist. Kuna sigimisvõimelised hübriidid eelistavad kaaslastena puhtaid hunte, leidub piirkonnas mitmete generatsioonide hübriide. Seni ei ole Lõuna-Karpaatia populatsioonis täheldatud muutusi huntide käitumises ega hübriidsete karjade moodustumist, millest võib järeldada, et koerageenid ei ole populatsioonis laialt levinud. (Milenković *et al.*, 2006)

Pürenee poolsaarel soodustab huntide ja koerte hübriidiseerumist hulkuvate koerte rohke arvukus – neid on ligi 1000 korda rohkem kui hunte. Samuti on piirkonnas hundipopulatsioonid killustunud ning isendite arv varasemaga võrreldes vähenenud. 2002. aastal hinnati hübriidsete isendite osakaalu huntide seas 5%. Hunte oli hinnanguliselt 2000 ning nad elasid kolmes populatsioonis – üks suur ja pidev populatsioon ning kaks isoleeritud populatsiooni. Kohalikud hundid elavad inimese poolt mõjutatud elupaikades ning toituvad peamiselt kariloomadest. Selline inimese keskkonna lähedane eluviis soodustab nende kokku puutumist koertega ning seeläbi ka hübriidiseerumist. Geneetiliselt on Pürenee poolsaare hundid siiski koertest eraldiseisvad ning selgub, et olenemata populatsioonis esinevast introgressioonist, ei ole hübriidiseerumine hundi geenifondile olulist mõju avaldanud. (Godinho *et al.*, 2011)

Geneetiliste analüüsidega on tõendatud hübriidsete isendite leidumine ka Lätis (Andersone *et al.*, 2002; Hindrikson *et al.*, 2012) ja Eestis (Hindrikson *et al.*, 2012). Lätis on väga kõrge vabalt liikuvate koerte arvukus: palju on nii hundikoera tüüpi hulkuvaid koeri, kui ka koeri, kelle omanikud lasevad nende lemmikloomadel vabalt liikuda. Küttemisintensiivsusest sõltuvalt on huntide asustustihedus aastakümnete lõikes tugevalt kõikunud ning tugev jahisurve on huntide arvukust märkimisväärselt kahandanud, mis on loonud eeldused koertega hübriidiseerumiseks (Andersone *et al.*, 2002). Hoolimata tugevast jahisurvest ja hulkuvate koerte olemasolust, on leitud Eesti ja Läti huntide puhul, et populatsioon ei ole siiski koertega märgatavalt segunenud ning on jäänud geneetiliselt eraldiseisvaks, millest võib eeldada, et introgressiooni takistavad käitumuslikud faktorid. (Hindrikson *et al.*, 2012)

Tabel 1. Huntide ja koerte hübriidiseerumise juhud Euroopa hundipopulatsioonides (A – hübriidiseerumine emase hundi ja isase koera vahel; B – emase koera ja isase hundi vahel; + – populatsioonis esineb introgressiooni; 0 – ei uuritud; ~ – tõenäoline, kuid tõestamata).

Populatsioon	Juhud	Hübriidide arv	Hübriidis. suund	Introgressioon populatsioonis	Allikas
Balti:	1999	12	A	0	Andersone <i>et al.</i> , 2002
Läti	2008	2	B	~	Hindrikson <i>et al.</i> , 2012
Eesti	2008/09	6	A	~	Hindrikson <i>et al.</i> , 2012
Apenniini:	1997	1	B		
Itaalia	1999	2	A		
	2000	1	A		
	2001	1	A		
	2002	1	A		
	2006	4	A	+	Randi <i>et al.</i> , 2014
	2007	3	A		
	2009	3	A		
	2010	1	A		
	2011	4	A		
	2012	3	A		
Loode-Pürenee:	2004	1	A		
Hispaania	2007	1	A	+	Godinho <i>et al.</i> , 2011
	2008	2	A		
	2011	9	A	+	Godinho <i>et al.</i> , 2014
Skandinaavia:					
Norra	1999	1	A	0	Vilà <i>et al.</i> , 2003
Dinaari-Balkani:	–	2	A	0	Randi <i>et al.</i> , 2000
Bulgaaria	2000-11	10	0	+	Moura <i>et al.</i> , 2014
Gruusia	2008-11	5	0	+	Kopaliani <i>et al.</i> , 2014



Joonis 1. Hundipopulatsioonide paiknemine, hübridiseerumise juhud ning introgressiooni esinemine Euroopas. (Populatsioonide paiknemine Chapron *et al.*, 2014 järgi.)

Arutelu

Hunt on oluline tippkiskja kogu Euroopas, mistõttu on tema kaitse prioriteet kogu levila piires. Kuigi ajalooliselt esines liik üle terve Euroopa, on sajanditepikkune inimestepoolne negatiivne hoiak huntide suhtes ja sellega kaasnenud tugev küttimissurve nende arvukust vähendanud. Intensiivse küttimise tulemus on näha nüüd, mil üle Euroopa on populatsioonid fragmenteerunud ning kümnest populatsioonist kahe arvukus on langustrendis. Täna kaitseb hunt Berni konventsioon ning mitmed kaitse-eeskirjad eri riikides, mis on aidanud kaasa liigi arvukuse madalseisust väljumisele. Siiski on kasvavate populatsioonidele uueks ohuks hübriidiseerumine koertega. Kuna inimesed on hõivanud paljud metsloomade elupaigad Euroopas, on paratamatu, et hunt satub ka inimasulate lähedastele aladele, kus ta ka koertega kokku puutub. Nii hulkuvate koerte kui lihtsalt vabalt liikuvate koerte hulk on Euroopas väga suur, olles mõnes piirkonnas mitmekordselt suurem kui huntide arv. Koeri esineb hundi levila kõigis paigus ning seetõttu on hübriidseid isendeid dokumenteeritud terve hundi levila piires. Seni ei ole teadlased täiesti kindlad, kui suur on hübriidiseerumise aste looduses ning tõenäoliselt võib see olla suurem, kui pelgalt morfoloogiliste vaatluste põhjal on hinnatud.

Hübriidiseerumisele võivad viia mitmed põhjused, mis kõik algavad inimesest. Hunt on sotsiaalne loom, kelle karjad on keeruka sotsiaalse struktuuriga, mille purunemisele inimene tugevat jahisurvet osutades kaasa aitab. Sellistes tingimustes kahaneb hundiasurkondade asustustihedus, mistõttu võivad karjast eralduvate isendite paarilise otsingud ebaõnnestuda. Sel juhul võivad loomad paarituda hoopis koertega, kuna ei leia sobivat kaaslast. Tavaliselt toimub hundi ja koera vaheline hübriidiseerumine ühesuunaliselt – paarituvad emane hunt ning isane koer. See võib tuleneda mitmest asjaolust nagu sigimisperioodide kokkulangevus, hundikutsikate suurem ellujäämispotentsiaal või emaste koerte hirm agressiivsete isaste huntide ees.

Hunt on praeguste teadmiste valguses koera ainus eelkäija ning nende liikide lahknemine toimus evolutsioonilises plaanis alles hiljuti. Kuna nende vahel sigimisbarjääri tekkinud ei ole, on liikidevaheline ristumine võimalik, kui nad kohtuvad. Hunt ja koer annavad sigimisvõimelisi järglasi, mistõttu on hübriidide vanempopulatsiooni tagasi ristumine võimalik. Introgressiooni toimudes võivad koerageenid populatsiooni pidama jääda ning populatsiooni kohasust vähendada. Peamised ohud hübriidiseeruvatele populatsioonidele on geneetiline homogeniseerumine, liigilise tasakaalu purunemine ning

kohastumuste kadumine (Randi, 2014). Eelkõige kujutab hübriidiseerumine ohtu väikestele populatsioonidele, kus sage koertega ristumine ning introgressioon võivad viia kindlate kohastumuste kadumisele, populatsiooni kohasuse langemisele ning halvimal juhul hävinemisele. Seejuures ei avalda hübriidiseerumine märkimisväärselt mõju suurematele populatsioonidele, kuna nendes on isenditel rohkem võimalusi sobiva paarilise leidmiseks ning hübriidide vanempopulatsiooniga tagasiristumise võimalused vähem tõenäolised. Seeläbi säilib populatsiooni geneetiline terviklikkus, kuna hübriidid ei avalda populatsioonile olulist mõju.

Hübriidsete isendite korrektne tuvastamine on keerukas protsess, kuna hübriidid pärivad tunnuseid mõlemalt vanemliigilt. Tulenevalt huntide ja koerte sarnasusest on hübriididel ning segaverelistel koertel raske vahet teha. Samuti raskendab morfoloogilist määramist asjaolu, et tänaseks on aretatud üle 350 erineva koeratõu, mistõttu ei saa ühegi hübriidse päritolu kahtlusega isendi puhul välistada, et tegu ei ole koeraga. Hübriididel ei esine kindlaid fenotüübilisi tunnuseid, mille alusel saaks nende hübriidset päritolu kahtlusteta tõendada. Kindlamaks tõendamiseks on edukaimad geneetilised testid, mille käigus uuritakse kahtlusaluse isendi geenijärjestusi ning võrreldakse neid koerte ning huntide homoloogiliste lookustega. Sel moel selgub, kas isendi genoomis on segunenud hundi ja koera alleelid.

Eesti huntide seas ei ole senini täheldatud sagedast hübriidiseerumist koertega: esimesed hundi ja koera hübriidid leiti 2008. aastal. Tänase seisuga on Eesti hundid geneetiliselt koertest eraldiseisvad ning nende geneetiline terviklikkus ei ole koerte poolt ohustatud (Hindrikson *et al.*, 2012). Sellest võib oletada, et hübriidiseerunud isendid ei ole looduses edukad. Neil on tõenäoliselt raske huntide seas kõrgesse staatusesse tõusta – neis võivad avalduda käitumuslikud omadused, mis ei ole huntide seas levinud. Paarilise valikul võivad hundid väliste tunnuste põhjal hübriidsed isendid hinnata kõlbmatuks, mistõttu ei leia nad endale kaaslasi ning seeläbi ei pääse võõrgeenid populatsiooni geenifondi. Isegi juhul, kui hübriidid vanempopulatsiooniga ristuvad, võivad madala kohastumusega alleelid geenifondis kaduma minna. Tagasiristumise astme hindamiseks Eesti huntide seas on vaja läbi viia põhjalikemaid populatsioonigeneetika uuringuid.

Kuigi hübriidiseerumise juhte on dokumenteeritud hundi levila piires mitmel pool Euroopat, ei ole populatsioonide geneetilised analüüsid tõendanud laialdast segunemist koertega. Koertega hübriidiseerumist on soosinud huntide arvukuse langemine ning

hulkuvate koertega kokkupuutumine nii Ida-Euroopas, Itaalias, Pürenee poolsaarel kui Karpaatides (Tabel 1; Joonis1). Uuringutes on selgunud, et huntide ja koerte geenifondid on ka hübriidiseerumiseks soodsates tingimustes püsinud eraldiseisvana kõigis populatsioonides. Silmapaistvad on Pürenee poolsaare, Itaalia ning Dinaari-Karpaatia populatsioonid, kus on täheldatud ulatuslikumat introgressiooni kui mujal. Itaalia hübriididest leidub tagasiristunud isendeid rohkemgi kui F1 või F2 generatsiooni hübriide (Randi *et al.*, 2014). Sellest võib eeldada, et hübriidiseerumine on Itaalias aset leidnud mitmete generatsioonide vältel. Sealset hundipopulatsiooni ohustab eelkõige geneetilise mitmekesisuse vähenemine tulenevalt nende paiknemisest Alpidest lõunapool, teistest hundipopulatsioonidest eraldatuna. Geneetiliselt vaesele hundipopulatsioonile on hübriidiseerumine koertega potentsiaalselt ohtlik, mistõttu on sealse populatsiooni säilitamisel prioriteediks hulkuvate koerte arvukuse vähendamine (Randi *et al.*, 2014). Olukord on sarnane Pürenee poolsaarel, kus hübriidiseerumise sagedus on lähedane Itaalia populatsioonile ning hübriidiseerumine leiab aset peamiselt hundipopulatsiooni äärealadel (Godinho *et al.*, 2011).

Selleks, et hübriidiseerumise sagedust looduses vähendada, on eelkõige vajalik tagada hundipopulatsioonide kasvamine peamiselt läbi jahisurve vähendamise. Kui populatsioonil on võimalus loomulikult teel suurened, taastuvad karjade sotsiaalsed struktuurid, kasvab populatsiooni asustustihedus ning seeläbi tõuseb ka sigimispotentsiaal. Karjast eralduvad isendid ei pea paariliseks koeri valima ning seeläbi on ka hundikutsikate ellujäämine tõenäolisem. Kahtlemata oleks tarvilik ka vähendada hulkuvate koerte arvukust hundi levila piires ning koeraomanikud ei tohiks lemmikloomadel lasta omasoodu ringi liikuda. Eelkõige on parim viis hundi kaitseks vähendada inimtekkelisi häiringuid ning lubada populatsioonidel saavutada stabiilsus.

Kokkuvõte

Hunt on oluline suurkiskja mitte ainult liigi vaid terve ökosüsteemi tasemel. Seetõttu on hundiasurkondade terviklikkuse säilitamine prioriteet.

Tulenevalt tugevast jahisurve ja inimeste üldisest negatiivsest suhtumisest huntidesse on Euroopa populatsioonid aja jooksul tunduvalt kahanenud ning killustunud. Koosmõjus hulkuvate koerte suure arvukusega on huntide arvukuse kahanemine üks hübriidiseerumist soodustav tegur. Hübriidiseerumine on huntide jaoks moodus populatsiooni arvukuse hoidmiseks ekstreemsetes tingimustes, kuid koerageenide populatsioonis levides kujutab see pikas perspektiivis ohtu populatsiooni püsima jäämisele. Oluline tegur koerageenide levimisel populatsioonis on tagasiristumine, mille esinedes võivad koertelt pärit madala kohasusega alleelid populatsioonis aina sagedamini avalduda ning sel moel langeb kogu populatsiooni kohasus. Hübriidide levimine väiksemates populatsioonides tähendab kvaliteetsete sigimispartnerite arvukuse vähenemist ja seeläbi kogu populatsiooni sigimispotentsiaali langust. Seega kujutab hübriidiseerumine populatsioonidele ohtu nii tagasiristumise esinedes kui ka juhul, kui seda ei toimu – seda peamiselt väikesearvuliste populatsioonide korral.

Hübriidiseerunud isendeid on kindlate morfoloogiliste tunnuste puudumise tõttu keerukas kindlaks teha ning hübriidide määratlemisel on edukaimad geneetilised analüüsid. Kuna hübriide on looduses raske tabada, on populatsiooni tasemel keeruline hübriidiseerumise astet ning esinemise sagedust hinnata.

Hübriidiseerumise esinemise sageduse vähenemiseks on eelkõige vajalik lasta hundipopulatsioonidel kasvada. Nii saavad hundikarjad säilitada oma sotsiaalse struktuuri ja saavutada stabiilsuse, mille korral ei ole populatsioon häiritud ning eeldused hübriidiseerumiseks on väiksemad. Arvestades, et tugevad hundipopulatsioonid on ka jahisurve all suutelised jääma geneetiliselt koertest eraldiseisvaks, võib arvata, et hübriidsetel isenditel ei ole suurtele populatsioonidele suurt mõju. Siiski on vajalik arvestada, et tänasel päeval toimuvate hübriidiseerumise juhtude mõju ei avaldu kohe ning neil võivad olla evolutsioonilises plaanis ettearvamatud ja hoopis tõsisemad tagajärjed.

HYBRIDIZATION BETWEEN *CANIS LUPUS* AND *CANIS FAMILIARIS* AND ITS EFFECTS ON WOLF POPULATIONS IN EUROPE

Kadi Viinapuu

Summary

Conservation of wolf populations is a priority because the gray wolf (*Canis lupus*) is an important carnivore not only as a species but also as a part of the ecosystem. European wolf populations have significantly decreased and fragmented due to decades of intensive hunting. There are two main factors that cause hybridization: high hunting pressure and a large number of stray dogs. Hybridizing with dogs may cause the spreading of dog genes in the population's genepool and in the long run it could pose a threat to the survival of the population. Introgression has an important role in the spreading of dog genes. When introgression occurs, it can cause the spread of maladapted alleles and loss of fitness of the population. In smaller populations hybridization causes the loss of suitable mates and decreases its chances of survival.

There are no specific morphological features that are only common in hybrids which is why genetic tests are most successful in the identification of hybrids. A problem arises when it comes to assessing the rate of hybridization on population level because it is difficult to identify hybrids.

To keep the rate of hybridization under control, it is best to let wolf populations grow naturally so they can rebuild their natural social structure. When the population is large and stable, there is no need for wolves to seek mates in dogs. Studies have shown that large populations that are under an intense hunting pressure and frequently meet dogs have managed to keep their genetical integrity which probably means that hybrids do not have an important impact on larger populations. It is still important to consider the impact of hybridization on small populations and that the effects of hybridization events today might have serious consequences in the future.

Tänuavaldused

Tänan oma juhendajaid Liivi Plumerit ning Urmas Saarmat juhendamise, nõuannete, ning kannatlikkuse eest.

Kasutatud allikad

- Andersone, Ž., Lucchini, V., Randi, E. & Ozolins, J. (2002). Hybridisation between wolves and dogs in Latvia as documented using mitochondrial and microsatellite DNA markers. *Mammal Biology*, 67: 79-90.
- Boitani, L. (2000). Action plan for the conservation of wolves (*Canis lupus*) in Europe. *Bern Convention*.
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J., von Arx, M., Huber, D., Andrén, H., López-Bao, J., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., Balčiauskas, L., Balys, V., Bedő, P., Bego, F., Blanco, J., Breitenmoser, U., Brøseth, H., Bufka, L., Bunikyte, R., Ciucci, P., Dutsov, A., Engleder, T., Fuxjäger, C., Groff, C., Holmala, K., Hoxha, B., Iliopoulos, Y., Ionescu, O., Jeremić, J., Klemen, J., Kluth, G., Knauer, F., Kojola, I., Kos, I., Krofel, M., Kubala, J., Kunovac, S., Kusak, J., Kutal, M., Liberg, O., Majić, A., Männil, P., Manz, R., Marboutin, E., Marucco, F., Melovski, D., Mersini, K., Mertzanis, Y., Mysłajek, R., Nowak, S., Odden, J., Ozolins, J., Palomero, G., Paunović, M., Persson, J., Potočnik, H., Quenette, P., Rauer, G., Reinhardt, I., Rigg, R., Ryser, A., Salvatori, V., Skrbinišek, T., Stojanov, A., Swenson, J., Szemethy, L., Trajçe, A., Tsingarska-Sedefcheva, E., Váňa, M., Veeroja, R., Wabakken, P., Wölfl, M., Wölfl, S., Zimmermann, F., Zlatanova, D. & Boitani, L. (2014). Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science*, 346: 1517-1519.
- Elledge, A., Leung, L., Allen, L., Firestone, K. & Wilton, A. (2006). Assessing the Taxonomic Status of Dingoes *Canis familiaris dingo* for Conservation. *Mammal Review*, 36: 142-156.
- Germonpre, M., Sablin, M., Laznickova-Galetova, M., Despres, V., Stevens, R., Stiller, M. & Hofreiter, M. (2015). Palaeolithic dogs and Pleistocene wolves revisited: a reply to Morey (2014). *Journal of Archaeological Science*, 54: 210-216.
- Godinho, R., Llaneza, L., Blanco, J., Lopes, S., Álvares, F., García, E., Palacios, V., Cortés, Y., Talegón, J. & Ferrand, N. (2011). Genetic evidence for multiple events of hybridization between wolves and domestic dogs in the Iberian Peninsula. *Molecular Ecology*. 20: 5154-5166.

- Godinho, R., López-Bao, J., Castro, D., Llaneza, L., Lopes, S., Silva, P. & Ferrand, N. (2014). Real-time assessment of hybridization between wolves and dogs: combining noninvasive samples with ancestry informative markers. *Molecular Ecology Resources*, 15: 317-328.
- Heptner, V. & Naumov, N. (1998). Mammals of the Soviet Union Vol.II Part 1a. *Sirenia* and *Carnivora* (Sea cows; Wolves and Bears). Science Publishers, Inc. USA. 164-270.
- Hindrikson, M., Männil, P., Ozolins, J., Krzywinski, A. & Saarma, U. (2012). Bucking the Trend in Wolf-Dog Hybridization: First Evidence from Europe of Hybridization between Female Dogs and Male Wolves. *PLoS ONE*, 7: e46465.
- Hindrikson, M., Remm, J., Männil, P., Ozolins, J., Tammeleht, E. & Saarma, U. (2013). Spatial Genetic Analyses Reveal Cryptic Population Structure and Migration Patterns in a Continuously Harvested Grey Wolf (*Canis lupus*) Population in North-Eastern Europe. *PLoS ONE*, 8.
- Huggard, D. (1993). Effect of snow depth on predation and scavenging by gray wolves. *Journal of Wildlife Management*, 57: 382-388.
- Kaartinen, S., Luoto, M. & Kojola, I. (2010). Selection of den sites by wolves in boreal forests in Finland. *Journal of Zoology*, 281: 99-104.
- Kopaliani, N., Shakarashvili, M., Gurielidze, Z., Qurkhuli, T. & Tarkhnishvili, D. (2014). Gene Flow between Wolf and Shepherd Dog Populations in Georgia (Caucasus). *Journal of Heredity*, 105: 345-353.
- Kübarsepp, M. & Valdmann, H. (2003). Winter Diet and Movements of Wolf (*Canis lupus*) in Alam-Pedja Nature Reserve, Estonia. *Acta Zoologica Lituanica*, 13: 28-33.
- Leonard, J., Wayne R., Wheeler, J., Valadez, R., Guillén, S. & Vilà, C. (2002). Ancient DNA Evidence for Old World Origin of New World Dogs. *Science*, 298: 1613-1616.

- Leonard, J., Echegaray, J., Randi, E. & Vilà, C. (2014). Impact of Hybridization with Domestic Dogs on the Conservation of Wild Canids. Gompper, M. (toim.) *Free-Ranging Dogs and Wildlife Conservation*, 171-184. Oxford & New York: Oxford University Press.
- Lescureux, N. & Linnell, J. (2014). Warring brothers: The complex interactions between wolves (*Canis lupus*) and dogs (*Canis familiaris*) in a conservation context. *Biological Conservation*, 171: 232-245.
- Lorenzini, R., Fanelli, R., Grifoni, G., Scholl, F. & Fico, R. (2013). Wolf–dog crossbreeding: „Smelling“ a hybrid may not be easy. *Mammalian Biology*, 79: 149-156.
- Mallet, J. (2005). Hybridization as an invasion of the genome. *TRENDS in Ecology & Evolution*, 20: 229-237.
- Marshall-Pescini, S., Virányi, Z., Range, F. (2015). The Effect of Domestication on Inhibitory Control: Wolves and Dogs Compared. *PLoS ONE*, 10.
- Mech, D. (1974). *Canis lupus*. *Mammalian Species*, 37:1-6.
- Mech, D. (2010). *Wolves: Behavior, Ecology and Conservation*.
- Milenković, M., Habijan-Mikeš, V. & Mati, R. (2006). Cases of spontaneous interbreeding of wolf and domestic dog in the region of southeast banat (Serbia). *Archives of Biological Science Belgrade*, 58: 225-231.
- Miklósi, A. (2007). *Dog Behaviour, Evolution, and Cognition*. Oxford University Press.
- Moura, A., Tsingarska, E., Dabrowski, M., Czarnomska, S., Jedrzejewska, B. & Pilot, M. (2014). Unregulated hunting and genetic recovery from a severe population decline: the cautionary case of Bulgarian wolves. *Conservation Genetics*, 15: 405-417.
- Munoz-Fuentes, V., Darimont, C., Paquet, P. & Leonard, J. (2010). The genetic legacy of extirpation and re-colonization in Vancouver Island wolves. *Conservation Genetics*, 11: 547-556.
- Nicholls, H. (2014). Wolves At The Door. *New Scientist*, 223.
- Nolte, A. & Tautz, D. (2009). Understanding the onset of hybrid speciation. *Trends in Genetics*, 26: 54-58.

- Randi, E. (2011). Genetics and conservation of wolves *Canis lupus* in Europe. *Mammalian Review*, 41: 99-111.
- Randi, E., Hulva, P., Fabbri, E., Galaverni, M., Galov, A., Kusak, J., Bigi, D., Bolfikova, B., Smetanova, M. & Caniglia, R. (2014). Multilocus Detection of Wolf x Dog Hybridization in Italy, and Guidelines for Marker Selection. *Plos One*, 9: 1-14.
- Randi, E., Lucchini, V., Christensen, M., Mucci, N., Funk, S., Dolf, G. & Loeschcke, V. (2000). Mitochondrial DNA Variability in Italian and East European Wolves: Detecting the Consequences of Small Population Size and Hybridization. *Conservation Biology*, 14: 464-473.
- Savolainen, P., Zhang, Y., Luo, J., Lundeberg, J. & Leitner, T. (2002). Genetic Evidence for an East Asian Origin of Domestic Dogs. *Science*, 298: 1610-1613.
- Seehausen, O. (2004). Hybridization and adaptive radiation. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 19: 198-207.
- Spady, T. & Ostrander, E. (2008). Canine Behavioral Genetics: Pointing Out the Phenotypes and Herding up the Genes. *The American Journal of Human Genetics*, 82: 10-18.
- Valdmann, H., Koppa, O. & Looga, A. (1998). Diet and prey selectivity of wolf *Canis lupus* in middle- and south-eastern Estonia. *Baltic Forestry*, 1: 42-46.
- Vilà, C., Walker, C., Sundqvist, A., Flagstad, Ø., Andersone, Z., Casulli, A., Kojola, I., Valdmann, H., Halverson, J. & Ellegren, H. (2003). Combined use of maternal, paternal and bi-parental genetic markers for the identification of wolf–dog. *Heredity*, 90: 17-24.
- Vilà, C. & Wayne, R. (1999). Hybridization between Wolves and Dogs. *Conservation Biology*, 13: 195-198.
- Vilà, C. & Leonard, J. (2007). Origin of dog breed diversity. *The behavioural biology of dogs*.
- Vilà, C., Savolainen, P., Maldonado, J., Amorim, I., Rice, J., Honeycutt, R., Crandall, K., Lundeberg, J. & Wayne, R. (1997). Multiple and Ancient Origins of the Domestic Dog. *Science*, 276: 1687-1689.

Wayne, R. & von Holdt, B. (2012). Evolutionary genomics of dog domestication.
Mammalian Genome, 23:3-18.

Internetiallikad

1. Keskkonnaagentuur. Suurkiskjate (hunt *Canis lupus*, ilves *Lynx lynx*, pruunkaru *Ursus arctos*) kaitse- ja ohjamise tegevuskava aastateks 2012–2021.
[http://www.keskkonnaagentuur.ee/failid/SK_tegevuskava_2012-2021_lopp.pdf]
(25.03.2015)
2. Linnell, J. (2011). European governments agree to address wolf-dog hybridization.
Large Carnivore Initiative for Europe.
[<http://www.lcie.org/Blog/ArtMID/6987/ArticleID/76/European-governments-agree-to-address-wolf-dog-hybridization>] (12.05.2015)

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, _____ Kadi Viinapuu _____ (sünnikuupäev: 09.01.1992) _____,
(*autori nimi*)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

Hundi (*Canis lupus*) ja koera (*Canis familiaris*) hübriidiseerumine ning selle mõju Euroopa hundipopulatsioonidele _____,
(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendajad on _____ Liivi Plumer ja Urmas Saarma _____,
(*juhendaja nimi*)

1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **21.05.2015**